# Beiträge zur Kenntnis der Histologie und Funktion des Hymenopterendarmes.

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung der Doktorwürde
der hohen philosophischen Fakultät der
Universität Leipzig

vorgelegt von

**Kurt Loele**

**Jena**
Gustav Fischer
1913.

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Chun und Pfeffer.

Leipzig, den 17. Juli 1913.

Der Procancellar.
Le Blanc.

Veröffentlicht in der „Zeitschrift für allgem. Physiologie“,
Bd. XVI, Heft 1, S. 1—36.

7ap16-c.2.
595.79
L82b
REMOTE STORAGE

Meinen Eltern

# Inhalt.


Seite

Einleitung . . . . . 2
Histologie des Mitteldarmes . . . . . 4
Der Enddarm . . . . . 11
Die Sekretionserscheinungen des Mitteldarmes . . . . . 14
Versuche zur Fettresorption . . . . . 25
Literatur . . . . . 34

## Einleitung.

Die Fülle der Insektenformen, die Mannigfaltigkeit ihrer Lebensbedingungen, die verschiedenartige Ausbildung der einzelnen Abschnitte ihres Darmkanals lassen es begreiflich erscheinen, daß selbst die Frage, welchem Darmabschnitt der Hauptanteil der Resorption zukomme, verschieden beantwortet wird. Die Resorptionsfähigkeit des Mitteldarms ist wohl für die meisten der untersuchten Arten bewiesen, dagegen gehen die Meinungen, ob auch der Enddarm dazu imstande sei, auseinander. PLATEAU hatte in seiner grundlegenden Arbeit über die Verdauungserscheinungen bei den Insekten außer dem Mitteldarm dem vorderen Teile des Enddarms Resorptionsvermögen zugesprochen. BIEDERMANN hält Resorption im Enddarm vorläufig noch für zweifelhaft. BERLESE spricht den Enddarm als den hauptsächlichen Sitz der Resorption an. PETRUNKEWITSCH hatte auf Grund seiner Befunde an Blattiden annehmen zu können geglaubt, der Kropf der Insekten sei das Hauptorgan der Resorption. SINETY und vor allem SCHLÜTER wiesen nach, daß zumindest eine Resorption von Fett im Kropf nicht stattfindet.

Im Anschluß an die Arbeit SCHLÜTER's lag es mir ob, den Resorptionsvorgang im Darm der ausgebildeten Hymenopteren zu untersuchen, und zwar beschränkte ich mich auf die Untersuchung der Fettverdauung. Gleichzeitig sollte die Fähigkeit der Tiere, Fett aus fettfreier Kost aufzubauen, geprüft werden. Es mag im voraus erwähnt sein, daß bei den starken Freiheits- oder Nestinstinkten der Hymenopteren Fütterungsversuche große Schwierigkeiten haben, weshalb häufig nur frisch gefangenes Material untersucht werden konnte. Aber ganz abgesehen von diesen Mißständen war es fast selbstverständlich, daß es bei dieser engeren Fassung des Themas sein Bewenden nicht haben konnte. Man wird kaum über die Resorptionsfähigkeit des Insektendarmes arbeiten können, ohne gleichzeitig auf die Sekretion und die mit ihr zusammenhängenden Erscheinungen einzugehen. Die wechselvolle Anordnung des Mitteldarmepithels der einzelnen Formen gab, soweit es die von mir angefertigten Schnitte zuließen, Anlaß zu einer vergleichend histologischen Betrachtung; desgleichen erschien eine kurze Behandlung der Histologie des Enddarmes nötig.

Nach Abschluß meiner Untersuchungen erschien eine Arbeit von Steudel über Absorption und Sekretion im Darmkanal von Insekten, hauptsächlich von Periplaneta. Sie veranlaßte mich, einige der Versuche Steudel's zu wiederholen. Steudel gibt eine ziemlich ausführliche Übersicht der einschlägigen Literatur und erlaubt mir, mich in dieser Hinsicht kurz zu fassen. Seine Arbeit soll bei Betrachtung des Sekretionsvorganges etwas eingehender besprochen werden.

Das Material wurde in der Umgebung von Leipzig und Rudolstadt in Thüringen gesammelt. Die Bestimmung der Arten resp. der Gattungen, geschah nach Schmiedeknecht: Die Hymenopteren Mitteleuropas. Zur Untersuchung kamen Vertreter der Familien der Apiden, Formiciden, Vespiden, Sphegiden, Chrysididen, Pompiliden, Ichneumoniden und Tenthrediniden. Abgetötet wurde teils mit heißem Wasser, teils wurden die Tiere im Cyankaliglas betäubt, worauf nach Wegnahme des Kopfes die möglichst rasche Auspräparation des Darmkanals erfolgte.

Handelte es sich um den Nachweis von Fett, so geschah die Fixierung mit starker Flemming'scher Lösung, die im allgemeinen leidliche Bilder lieferte. Zu histologischen Untersuchungen erwies sich die von Frenzel und Semichon empfohlene Sublimat-Alkohol-Salpetersäure am vorteilhaftesten, da sie bessere Resultate als die zuerst angewendete Formol- oder Sublimat-Alkohol-Essigsäure ergab.

Die meist 5 $\mu$ starken Schnitte wurden, soweit osmiertes Material vorlag, mit Hämalaun oder Hämatoxylin Delafield gefärbt, im übrigen neben den angegebenen Farben hauptsächlich mit Hämatoxylin Heidenhain.

Andere versuchte Fixierungs- und Färbungsmethoden zeigten keine besonderen Vorteile.

---

Ganz besonders drängt es mich, Herrn Privatdozent Dr. Steche, der mich zu der vorliegenden Untersuchung anregte und mir mit seinen wertvollen Ratschlägen eifrig zur Seite stand, bestens zu danken; desgleichen Herrn Prof. Dr. Woltereck und Herrn Privatdozent Dr. Hempelmann.

## Histologie des Mitteldarmes.

Der Darmkanal der Hymenopteren, wie überhaupt der Insekten, gliedert sich in 3 Abschnitte, den Vorder-, Mittel- und Enddarm.

Da seine äußere Gestalt, besonders von DUFOUR und BORDAS, eingehend beschrieben worden ist, wende ich mich sofort zur Betrachtung des histologischen Aufbaues des Mitteldarmes. Er zeigt, wie bei den übrigen Insekten, von innen nach außen folgende 3 Schichten: 1. Das Epithel mit den Regenerationskrypten, 2. Die Basalmembran oder Stützlamelle, 3. Die Muscularis, ein Netz innerer Ring- und äußerer Längsmuskelfasern. Die Untersuchung gilt vor allem dem Epithel, und wenn naturgemäß der Gegenstand auch durchaus nicht erschöpfend behandelt, und die Abhängigkeit der Epithelstruktur von dem nach der Lebensdauer größeren oder geringeren Freßbedürfnis der Tiere von vornherein erwartet werden konnte, glaubte ich doch die gemachten Befunde mitteilen zu sollen, da der Versuch einer vergleichenden Übersicht bis jetzt nicht vorlag.

Einige allgemeine Bemerkungen mögen vorausgeschickt werden. Die Epithelstruktur des Mitteldarmes der Insekten ist in erster Linie abhängig von der Anordnung und Ausbildung der Regenerationskrypten. Die Anordnung der Krypten kann meist schon aus der Beschaffenheit der äußeren Oberfläche des Mitteldarmes erschlossen werden. Bei äußerlich glattem Mitteldarm liegen sie unregelmäßig zwischen den Epithelzellen zerstreut, bei geringeltem Mitteldarm mehr oder minder regelmäßig im Grunde der Ringwülste; ist der Mitteldarm zottig, so sind es eben die blindsackförmigen Ausstülpungen, deren blindes Ende die Krypte bildet. Diese letzte besonders für Raubkäfer charakteristische Ausbildungsweise fehlt bei den Hymenopteren vollkommen.

FRENZEL hatte die Krypten für Drüsen gehalten und demgemäß von zwei grundsätzlich verschiedenen Zellformen gesprochen. SCHIEMENZ unterschied (bei der Honigbiene) keulenförmige Rand- und kugelförmige Basiszellen und glaubte den Randzellen resorptive, den Basiszellen sekretorische Funktion zuschreiben zu dürfen. Doch fand er einen allmählichen Übergang durch die zwischen Rand- und Basiszellen liegenden Zellen vermittelt. Seither ist von BORDAS, BUGNION, SEMICHON u. a. bewiesen worden, daß alle Zellen von den Kryptenzellen abstammen, und somit von einem prinzipiellen Unterschied keine Rede sein kann.

Alle bis zum Darmlumen reichenden Zellen lassen bei geeigneter Fixierung einen deutlichen Stäbchensaum erkennen. Der verschiedene

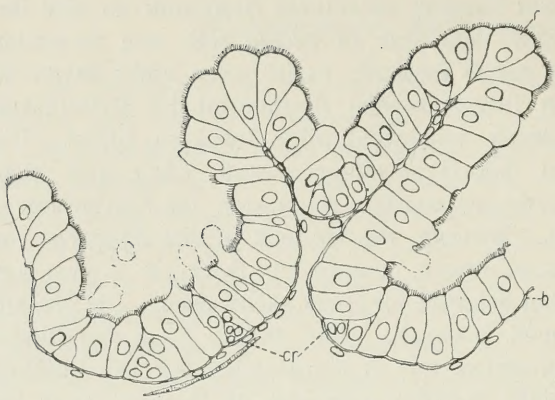
Erhaltungszustand dieses Saumes veranlaßte Semichon zu der Bemerkung: „Il semblerait donc que la brosse soit une formation variable, transitoire ou même factice"; es ist aber nicht daran zu zweifeln, daß er einen integrierenden Bestandteil des Mitteldarmepithels der Hymenopteren und wohl aller Insekten bildet. Die Basalmembran ist bei den Hymenopteren stets dünn und kann häufig nur dann nachgewiesen werden, wenn sich das Epithel etwas von ihr abgehoben hat. Mitosen, wie sie sich in den Krypten von Blatta, Hydrophilus u. a. finden, konnte ich trotz der großen Anzahl der mir vorliegenden Schnitte nirgends nachweisen. Die Muskulatur ist im allgemeinen schwach. Eine äußere Lage von Bindegewebe fehlt fast vollkommen, nur in der Gegend der Einmündung der Malpighi'schen Gefäße konnten hier und da Spuren davon beobachtet werden.

In der Reihenfolge der einzelnen Familien halte ich mich an die von Schmiedeknecht gegebene, stelle aber die Formiciden ihres etwas abweichenden Verhaltens halber an den Schluß der Betrachtung.

## Apidae.

Apis mellifica (Tafelfigur 1 u. 2). Naturgemäß ist die Honigbiene oft genug untersucht worden, aber alle Autoren sind sich über die Schwierigkeit, wirklich einwandfreie Schnittbilder vom Mitteldarmepithel zu erhalten, einig. Bei schwacher Vergrößerung des frisch aufgeschnittenen Mitteldarmes fällt seine von den Ringwülsten ziemlich unabhängige polygonale Felderung auf, die sich daraus erklärt, daß nur die Randzellen, also die ältesten, von den Krypten entferntesten Zellen, mit den später zu besprechenden Sekretkugeln erfüllt sind und dadurch dunkler erscheinen. Diese Randzellen und die Krypten zeigen sich auf Schnitten noch am ehesten unversehrt; dagegen sind die dazwischenliegenden Zellen fast ausnahmslos zerflossen oder sonstwie deformiert. Man wird bedenken müssen, daß es sich dabei um heranwachsende, sicher sehr turgeszente Zellen handelt, doch verlohnte die auch bei den übrigen Hymenopteren unangenehm in Erscheinung tretende schwierige Fixierbarkeit des Mitteldarmepithels vielleicht einer besonderen Untersuchung.

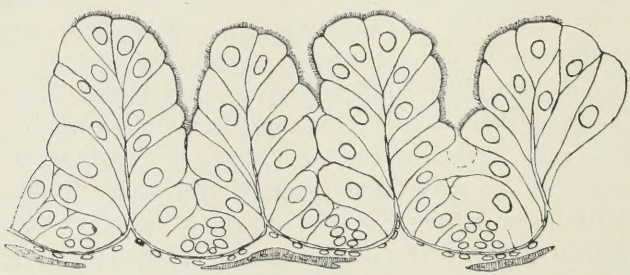
Bombus (lapidarius, agrorum, terrestris, variabilis). (Textfigur 1). Schon bei makroskopischer Betrachtung fällt auf, daß sich der Mitteldarm einige Millimeter hinter seinem Anfang plötzlich deutlich erweitert. Der vordere, dünnere Abschnitt reicht ungefähr so weit wie die Duplikatur des Ventiltrichters und ist von




Textfig. 1. Bombus terrestris. Mitteldarmepithel.

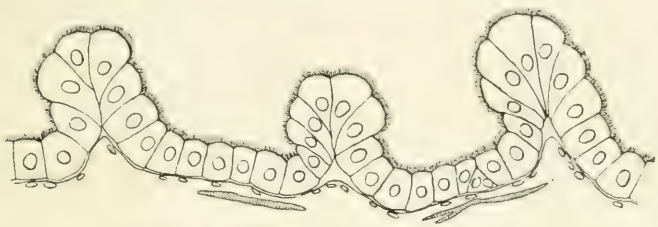
ungemein regelmäßiger Struktur. Die streng ringförmig angeordneten Krypten liegen genau im Grunde der tiefen Falten. In dem hinteren, dickeren Abschnitt des Mitteldarmes ist die Ringelung und auch die Anordnung der Krypten unregelmäßiger. Auffallend ist ferner die verschiedenartige Ausbildung des Epithels bei Weibchen und Arbeitern. Während es bei den Weibchen eine außerordentlich reiche Faltelung aufweist, die reichste, die überhaupt bei den untersuchten Hymenopteren zur Beobachtung kam, zeigen besonders die ersten, Ende Mai geschlüpften, sehr kleinen Arbeiter ungleich einfachere Verhältnisse, da bei ihnen die viel weiter auseinanderstehenden Wülste sich abflachen und nur wenig ins Lumen des Darmes hineinragen. Später im Jahr wird die Epithelstruktur des Arbeiterdarmes komplizierter, erreicht aber nicht völlig die der Weibchen. Die Hummelmännchen verhalten sich ungefähr wie die zuerst geschlüpften Arbeiter. Ein untersuchtes Weibchen von Psithyrus rupestris unterschied sich nicht wesentlich von den Bombus-Weibchen.

Das Epithel der Anthophoren (A. acervorum) läßt keinen Unterschied zwischen den Weibchen und den zeitig im Frühjahr fliegenden Männchen erkennen. Die Ringwülste sind flach, die Krypten unregelmäßig verteilt.



Textfig. 2. Halictus rubicundus. Längsschnitt.

Bei den Andrenen (A. carbonaria, fulva, flessae) entspricht der starken Ringelung des Mitteldarmes die regelmäßige Struktur des Epithels. Die Krypten sind ringförmig angeordnet. Der Höhepunkt von Regelmäßigkeit wird aber erst bei Halictus (H. rubicundus) erreicht. Hier wechseln ganz gleichmäßig durch den gesamten Mitteldarm die Kryptenringe mit den Randzellenwülsten, und es resultieren hieraus die reizvollen Bilder, von denen Textfigur 2 eine Vorstellung zu geben versucht.



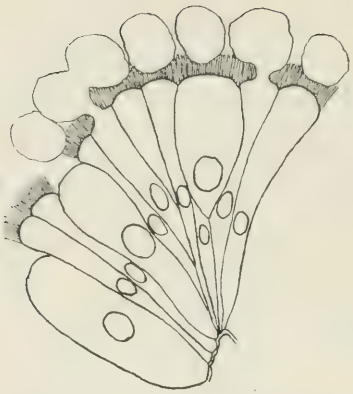
Textfig. 3. Osmia bicornis. Längsschnitt.

Die Randzellenwülste von Osmia (O. bicornis), (Textfigur 3) stehen ziemlich weit auseinander, die Krypten sind ringförmig angeordnet, fallen aber wegen ihrer Kleinheit wenig in die Augen. Man findet in ihnen kaum mehr als 2—3 Kerne. Ganz ähnlich ist das Epithel von Melecta armata (Textfigur 4), nur reichen hier die Randzellenwülste etwas weiter ins Darmlumen vor. Am primitivsten von allen untersuchten Apiden verhalten sich die Schmarotzerbienen der Gattung Nomada. Untersucht wurde N. succincta, deren Mitteldarmepithel infolge Verstreichens der Ringfalten fast glatt erscheint. Die Krypten sind noch seltener und unauffälliger als bei Osmia und Melecta.

Textfig. 4. Melecta armata. Längsschnitt.

## Vespidae.

Während die Gattung Odynerus (Hoplomerus spinipes) noch wohlausgebildete, wenn auch nicht eben häufige Krypten besitzt, kommt es bei Vespa (Crabro, media, saxonica, germanica, vulgaris) zu einer bedeutenden Vereinfachung der Epithelstruktur. Nur im



Textfig. 5. Vespa germanica. Längsschnitt. Die Blasen über den Zellen sind Kunstprodukte.

hintersten Abschnitt des Mitteldarmes finden sich Krypten, im weitaus überwiegenden vorderen Teile sind sie zu einzelnen Regenerationszellen reduziert. Die Zellerneuerung ist demgemäß eine jedenfalls recht beschränkte; Abstoßung ganzer Zellen, oder wenigstens von Kernen, wie sie bei Apis, Bombus u. a. häufig ist, konnte niemals beobachtet werden (Textfigur 5).

## Sphegidae.

Crabro (Lindenius albilabris), Mellinus arvensis, Ammophila sabulosa (Textfigur 6). Die 3 untersuchten Arten wiesen im wesentlichen gleiche Epithelstruktur auf, die sich eng an die der Apiden, speziell Halictus, anschließt. Die Krypten sind ringförmig angeordnet, die Randzellenwülste reichen wenig weit ins Darmlumen vor. Auffällig ist die verhältnismäßige Größe der Kerne. Leider war es mir nicht möglich, die neben den eigentlichen Krypten gelegenen Zellen einwandfrei zu fixieren, sie erschienen auf allen Schnittbildern gequollen und ungefärbt.

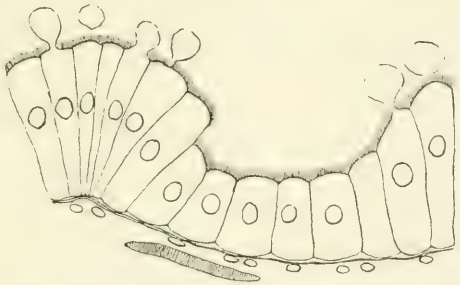
Textfig. 6. Ammophila sabulosa. Längsschnitt.

## Chrysididae.

Untersucht wurde nur Chrysis ignita (Textfigur 7). Das Epithel ist von sehr einfachem, fast glattem Bau. Die Krypten sind selten und klein.

## Pompilidae.

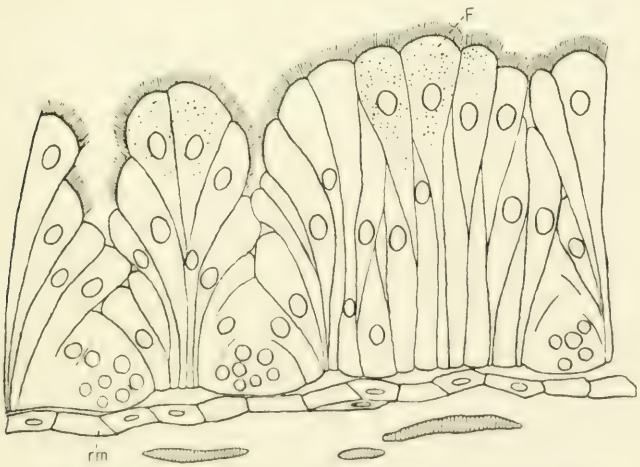
Pompilus viaticus. Priocnemis fuscus (Tafelfigur 3). Das Epithel ist wenig gewulstet, sonst aber wohlentwickelt. Die Randzellen sind langgestreckt, die Krypten ungefähr ringförmig angeordnet.



Textfig. 7. Chrysis ignita. Längsschnitt.

## Ichneumonidae.

Zur Untersuchung kamen einige größere Arten der Gattung Ichneumon. Das Epithel ist in der vorderen Hälfte des Mitteldarmes leicht gewulstet, in der hinteren Hälfte völlig glatt. Die Krypten sind offenbar verkümmert. Die für Chrysis gegebene Zeichnung könnte auch für einen Ichneumon gelten.




Textfig. 8. Allantus spec. Längsschnitt. Fettresorption.

### Tenthredinidae.

Allantus. Macrophya (Textfigur 8). Der äußerlich fast glatte Mitteldarm besitzt ein ungemein reich entwickeltes Epithel. Bei keiner anderen Familie der Hymenopteren sind die Zellen so langgestreckt wie hier. Die Krypten sind unregelmäßig verteilt, jedoch außerordentlich zahlreich. Die hier am stärksten ausgebildete Ringmuskulatur bildet einen zusammenhängenden Mantel um den Mitteldarm.

### Formicidae.

Camponotus ligniperdus (Tafelfigur 4 u. 5). Schnitte durch den eiförmigen, völlig glatten Mitteldarm ergeben eigentümliche, aber recht instruktive Bilder. Gewöhnlich lassen sich außer den Krypten zwei scharf voneinander getrennte Entwicklungsstufen der Epithelzellen unterscheiden: Randzellen mit körneligem Plasma und häufig undeutlichen Zellgrenzen, und Zellen von mittlerer Entwicklung mit streifigem Plasma, die das Lumen des Darmes noch nicht erreichen. ADLERZ hielt diese letzteren für resorptionsfähig und die Randzellen für sekretorisch, wir werden sehen, daß nur die Randzellen sowohl Sekretion als Resorption besorgen. Sie nutzen sich dabei augenscheinlich recht schnell ab, worauf sie ziemlich gleichzeitig im ganzen Darm abgestoßen und durch die nunmehr herangewachsenen Zellen der zweiten Stufe ersetzt werden. Es liegen hier also ähnliche Verhältnisse wie bei Hydrophilus vor, von dem RENGEL die periodische Abstoßung des gesamten aktiven Mitteldarmepithels beschreibt. Wie lange jede Randzellenlage in Tätigkeit bleibt, konnte nicht ermittelt werden, doch habe ich des Vorgangs an anderer Stelle noch einmal zu gedenken.

Die Randzellen sind von bedeutender Größe, sie sind über 3 mal so groß als beispielsweise die von Bombus, und haben dementsprechend große Kerne. Die Krypten dagegen sind klein und liegen der Basalmembran dicht an. Dies hat eine weitere Besonderheit des Epithels zur Folge: Den außerordentlichen Größenunterschied der Randzellen- und Kryptenkerne und die verschiedene Größe der einzelnen Krypten unter sich, während bei den übrigen untersuchten Hymenopteren die rundlichen Kryptenkerne unter sich fast gleich groß und nur wenig kleiner als die ovalen Randzellenkerne sind.

Die außerdem untersuchte Formica rufa verhält sich ähnlich; doch ist die Trennung von Randzellen und den halberwachsenen Ersatz-

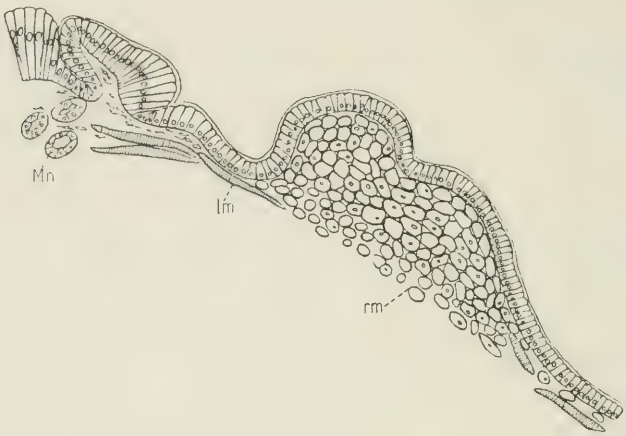
zellen und somit die periodische Abstoßung der Randzellen nicht so deutlich wie bei Camponotus.

Zusammenfassung. Mit Ausnahme der Formiciden, die auch hierin ihre Eigenstellung im System der Hymenopteren bekunden, läßt sich die Epithelstruktur der Imagines mit großer Leichtigkeit auf die der tiefststehenden der Klasse, der Tenthrediniden, zurückführen. Wir lernten für diese ein hochentwickeltes Epithel mit zahlreichen, vielkernigen Krypten und langzylindrischen Randzellen kennen, wie es in recht ähnlicher Weise Periplaneta und die Larven von Aeschna (Voinow) besitzen. Dem Epithel der Tenthrediniden schließt sich noch am nahesten das der Honigbiene und der Andrenen an, bei den übrigen Apiden konnten wir den Übergang zu immer einfacheren Verhältnissen beobachten. Die Epithelzellen des kurzen, dafür aber reichgewulsteten Mitteldarmes der Hummeln sind kaum von halber Höhe wie die der Bienen, doch sind die Krypten zahlreich und wohlentwickelt. Bei den Anthophoren, Osmien und Melecta werden die Krypten spärlicher und die niedrigen Randzellenwülste rücken weiter auseinander. Die Nomadenbienen endlich zeigen ein ähnlich primitives Epithel, wie wir es bei den Chrysididen und Ichneumoniden fanden. Das regelmäßig gebaute vielkryptige, aber ziemlich niedrige Epithel von Halictus wiederholt sich bei den Spegiden. Die Pompiliden und Odynerus von den Vespiden nehmen mit ihren langgestreckten Randzellen und nicht eben häufigen Krypten eine Mittelstellung ein. Auffällig ist die starke Reduktion der Krypten im ganzen vorderen Teil des verhältnismäßig sehr langen Mitteldarmes der eigentlichen Wespen. Die abweichenden Verhältnisse bei den Formiciden werden durch eine Betrachtung des Epithels ihrer Larven verständlich. Während bei den Imagines der Bienen und Wespen an Stelle des larvalen, sehr großzelligen Epithels ein vollkommen anders gestaltetes tritt, unterbleibt diese weitgehende Änderung bei den Ameisen). Die Größe der Randzellen und ihrer Kerne, die der Basalmembran dicht anliegenden kleinen Regenerationskerne der Imagines der Ameisen sind Charaktere, die in gleicher Weise dem Epithel ihrer Larven eigen sind.

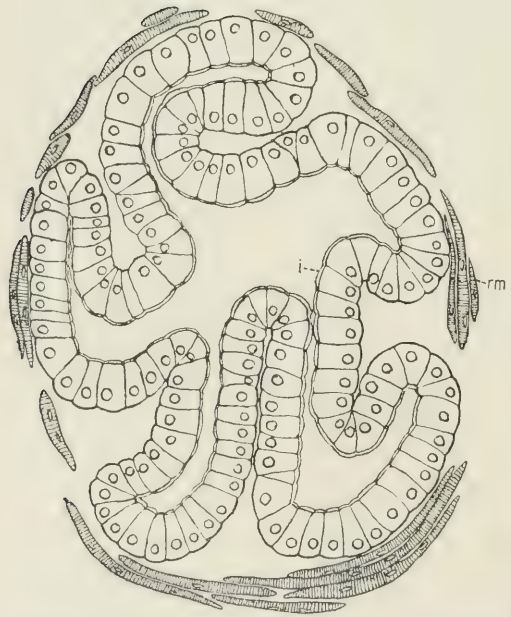
## Der Enddarm.

1. Der Dünndarm. Dieser vordere Teil des Enddarmes ist kurz und gerade bei den Tenthrediniden und Ichneumoniden, bei den

übrigen Formen ist er in eine Schleife gelegt, am längsten (länger als der Mitteldarm) bei den Ameisen. Er beginnt unmittelbar hinter der Einmündung der Malpighi'schen Gefäße mit der sogenannten Pylorusklappe (Textfig. 9), die den Übertritt der Nahrung reguliert.




Textfig. 9. Vespa Crabro. Pylorusklappe.




Textfig. 10. Bombus terrestris. Querschnitt durch den hinteren Teil des Dünndarmes.

Das anfangs gewöhnlich nach vorn eingeschlagene Epithel des Dünndarms verdickt sich an der Umbiegungsstelle zu einem faltigen Polster, dessen Falten sich bei Kontraktion des etwas weiter hinten gelegenen kräftigen Ringmuskels eng aneinander legen und so einen sicheren Verschluß garantieren. Diese Epithelverdickung fehlt den Ichneumoniden völlig und ist auch bei den Tenthrediniden nur schwach. Die Ringmuskulatur ist überall über die ganze Länge des

Dünndarms stark entwickelt, und die einzelnen Fasern sind bedeutend dicker als die des Mitteldarmes. Die Längsmuskulatur dagegen ist unansehnlich. Sie fehlt bei Apis, Bombus, Anthophora gänzlich und ist hier durch Anastomosen der Ringmuskelfasern ersetzt. Nur bei Vespa findet man sie in den für viele Arthropoden charakteristischen 6 Bändern (zu je 3 Fasern) angeordnet. Das Epithel springt in 5 (Apis, Bombus u. a.), 6 (Vespa, Camponotus) oder 7 (Priocnemis) Längsfalten in das Darmlumen vor (Textfig. 10) und gewährleistet so eine große Erweiterungsfähigkeit. Die einzelnen Zellen sind sechseckig, wenig höher als breit, das Plasma ist streifig, die relativ kleinen Kerne liegen meist auf der dem Lumen abgewandten Seite im Grunde der Zellen. Die chitinige Intima zeigt keine Besonderheiten.

Über die Bedeutung des Dünndarmes lediglich als Verbindungsstück zwischen Mitteldarm und Rectum (Leuckart) kann kaum ein Zweifel bestehen; denn man findet ihn fast stets leer, und das Plasma der Zellen immer frei von irgendwelchen Einschlüssen oder gar Fetttröpfchen.

2. Das Rectum (Tafelfig. 8). Es ist mit einem lockeren Netz von Ring- und Längsmuskelfasern überzogen und bildet einen faltigen, außerordentlich erweiterungsfähigen Schlauch. Im leeren Zustande erscheint es über das hinterste Stück des Dünndarmes, dessen Epithel allmählich in das des Rectums übergeht, umgeschlagen. Das Epithel des Rectums ist flach und läßt im allgemeinen (außer bei den Tenthrediniden) Zellgrenzen nur schwer erkennen. Die Chitinintima ist dünn und nur am Rande der Rectaldrüsen verdickt, die hierdurch wie in einer Fassung sitzen. Die Rectaldrüsen der Honigbiene sind von Chun und neuerdings von Semichon und Petersen beschrieben worden und zeigen in der ganzen Familie den gleichen, aus zwei verschiedenartigen Blättern zusammengesetzten Bau. Ihre Bedeutung ist immer noch unsicher, selbst ihre Drüsennatur nicht bewiesen. Semichon hält es für wahrscheinlich, sie seien imstande „de sécréter une matière . . . capable d'empêcher que le paroi du rectum n'absorbe des produits de déchet contenus dans cet organe". Petersen möchte, vielleicht richtiger, den Nestgeruch der Bienen mit ihnen in Zusammenhang bringen. Die Rectaldrüsen fehlen den Hummeln vollkommen; da diese in ihren Lebensbedingungen kaum wesentlich von ihren nächsten Verwandten, z. B. den Bienen oder Anthophoren, abzuweichen scheinen, glaube ich, daß sie bei den Hymenopteren über-

haupt eine nur untergeordnete Rolle spielen, und daß von hier die Klärung der Frage nach ihrer Bedeutung nicht erwartet werden darf.

Fast alle Autoren sprechen dem Rectum resorptive Fähigkeit ab und halten es lediglich für ein Kotreservoir. Es wird sich zeigen, daß dies zumindest für einige Hymenopteren nicht zutrifft.

## Die Sekretionserscheinungen des Mitteldarmes.

Der einwandfreie Nachweis, wie eigentlich die Sekretion im Mitteldarm der Insekten vor sich geht, begegnet Schwierigkeiten, die in dem Einfluß der angewendeten Fixierungsmittel auf das Epithel begründet sind. Wo es zur häufigen Abstoßung ganzer Zellen kommt, könnte man annehmen, hauptsächlich diese lieferten bei ihrem Zerfall die unbedingt notwendigen Fermente. So sagt Biedermann von der Larve von Tenebrio molitor: „Jedenfalls hat man das Recht, den Inhalt des Mitteldarmes im allgemeinen als ein Sekret zu bezeichnen, wobei nur zu berücksichtigen ist, daß die zerstörten Zellkörper selbst einen integrierenden Bestandteil desselben bilden.“ In den Fällen aber, wo eine solche Zellabstoßung nicht oder nur vereinzelt stattfindet, fragt es sich, ob die Angabe der Mehrzahl der Autoren (Adlerz, Deegener, van Gehuchten, Voinon, Holtz u. a.) zu Recht besteht, nach der es zu einer tropfenförmigen, häufig mit Verlust des Zellsaumes verbundenen Ausstoßung des gebildeten Sekretes kommt, oder ob, wie Vignon annimmt, die Sekretion als osmotischer Vorgang zu denken ist. Vignon und seine Anhänger, wie Semichon und Petersen, berufen sich vor allem darauf, daß man durch alle möglichen Konservierungsmittel, ja selbst durch bloße Verletzung des frisch untersuchten Mitteldarmes blasenförmige Ausstülpungen an den Zellen hervorrufen kann. Semichon untersuchte den Sekretionsvorgang bei der Honigbiene und einigen anderen Apiden, Petersen ebenfalls den der Honigbiene, und beide kamen, wie auch ich, zu dem Resultat, daß es hier zu einer Ausstoßung größerer Sekrettropfen wohl nicht kommt, und also die aus den Zellen ausgetretenen Blasen als Kunstgebilde gedeutet werden müssen. Gegen Petersen wendet sich in seiner eingangs erwähnten Arbeit Steudel, der die Theorie Vignon's allein schon durch die Befunde Deegener's widerlegen zu können glaubt. Ganz abgesehen davon, daß sich der Vorgang von Fall zu Fall verschieden abspielen mag, halte ich seine Beweisführung: „Es sei nicht zu erklären, warum die Kunstblasen nicht erscheinen, wenn das betreffende Tier, wie es Deegener machte, während des Fressens

getötet, im übrigen aber ganz derselben Behandlung unterworfen wurde wie bei solchen Tieren, deren Epithelien dann die Blasen zeigten", für nicht ganz einwandfrei; denn es könnte ja vielleicht auch sein, daß eben der frisch verzehrte Inhalt des Darmes bei Behandlung des Epithels mit Fixierungsmitteln das Erscheinen der Tröpfchen verhinderte. Daß die Sekretblasen, wie sie sich auf Schnitten zeigen, teilweise wenigstens Kunstprodukte sind, gibt übrigens Steudel, wie ja auch kaum anders möglich, zu, da er sie an Resorptionszellen des Wespenmitteldarmes fand, wo sie nach seiner Theorie von der scharfen zeitlichen Trennung der Sekretion und Resorption nicht hätten sein dürfen. Er setzt sich aber über die entstehende Schwierigkeit, wieviel nun eigentlich Natur und wieviel Kunstprodukt sei, leicht hinweg, da es „seines Erachtens durchaus verständlich ist, daß Zellen, die durch Reizung zum Ausgießen eines Teiles ihres Inhaltes veranlaßt werden, einen Anblick bieten, der dem der sezernierenden Zellen in vielen Punkten gleicht". Mit Sekret gefüllte Zellen werden aber wahrscheinlich noch leichter „gereizt" werden können und so zu unrichtigen Bildern Anlaß geben.

Steudel unterscheidet, wie die meisten Autoren, zwischen ruhendem und sezernierendem Epithel. Das Sekretionsstadium von Periplaneta beschreibt er folgendermaßen: „Man sieht auf den ersten Blick, daß das Epithel sein Aussehen durchaus geändert hat. Die leichten Faltungen sind nicht mehr zu erkennen. Der Stäbchensaum ist verschwunden. Die Oberfläche des Epithels, dessen Zellen viel länger erscheinen, ist ganz unregelmäßig, an verschiedenen Stellen ist seine Grenze überhaupt nicht mit Sicherheit festzustellen, da hier Sekretblasen, die noch mit dem Epithel in Zusammenhang standen, platzten, und ihr Inhalt sich mit dem fein granulösen Darminhalt, der wohl im wesentlichen aus Sekret besteht, mischte. Das Plasma ist schwerer färbbar: die für das „Ruhestadium" typischen Plasmaanhäufungen sind mit Ausnahme weniger Stellen, die sich noch nicht ganz in voller Sekretionstätigkeit befinden, verschwunden. Anstatt dessen ist es jetzt meist schwach gefärbt, zeigt unregelmäßige Netzstruktur und enthält namentlich gegen das Lumen hin zahlreiche größere und kleinere Sekretvakuolen. Besonders in den basalen Teilen der Zellen ist von Färbung fast nichts mehr zu sehen, da hier die Maschen der Netzstruktur sehr groß sind. Auch die Kerne haben sich verändert. Sie sind größer geworden und haben oft eine etwas unregelmäßige Gestalt angenommen. Ihr Chromatin, das sonst ziemlich gleichmäßig verteilt ist,

hat sich zum größten Teil an dem dem Lumen zugekehrten Pol dicht angesammelt, so daß hier der Kern meistens etwas ausgebuchtet erscheint. Vielfach sind auch die Zellgrenzen mehr oder weniger stark verwischt."

Da die zu dieser Beschreibung gegebenen Zeichnungen mich lebhaft an manche meiner Schnittbilder, deren „Sekretion" ich unbedenklich auf Rechnung der schlechten Fixierung setzte, erinnerten, und um überhaupt ein Vergleichsmaterial zum Sekretionsvorgang der Hymenopteren zu haben, nahm ich Gelegenheit, einige der Versuche STEUDEL's zu wiederholen. STEUDEL hatte, um die sezernierende Tätigkeit des Epithels zu illustrieren, den Tieren organische Eisensalze oder Kongorot in die Leibeshöhle injiziert. Er fand eine Exkretion des Eisens in den Blindsäcken des Mitteldarmes; bei Injektion von Kongorot erschienen in den Zellen der Coeca, des Mitteldarmes und des Enddarmes rote Vakuolen resp. der Farbstoff hatte den basalen Teil des Epithels diffus gerötet. Während dieser Zeit sah er den beschriebenen Sekretionszustand verwirklicht. Ich beschränkte mich auf Injektion von Ferrum lacticum in die Leibeshöhle von einigen 20 Schaben und tötete die Tiere nach 2, 4, 5, 8, 10, 20 und 30 Stunden ab. Da mir die zum Eisennachweis nötige Fixierung des Darmes mit ammonsulfidhaltigem Alkohol nicht genügend einwandfrei erschien, konservierte ich jedesmal zur Kontrolle ein anderes gleich behandeltes Tier oder die eine Hälfte des Mitteldarmes desselben Tieres mit Alkohol-Sublimat-Salpetersäure. Die Schnitte des letzteren Materials wurden mit Hämatoxylin, die auf Eisengehalt zu untersuchenden je zum Teil ebenso gefärbt, den anderen mit Ferrocyankali-Salzsäure behandelten Teil ließ ich ungefärbt oder färbte nur wenig mit Boraxkarmin nach.

Es muß nun im voraus bemerkt werden, daß ich bei den injizierten Tieren Eisen zwar im Lumen des Mittel- und Enddarmes und in den Zellen des Enddarmes, wobei dahingestellt bleiben mag, ob es sich hierbei nur um das „physiologische" Eisen handelte, welches das Enddarmepithel der Schaben enthält, aber niemals in den Zellen der Coeca nachweisen konnte. Da aber die angefertigten Schnitte die verschiedenen Stadien der Sekretion zu verfolgen erlaubten, ging ich den Ursachen, weshalb das nach STEUDEL's Versuchen wenigstens in den Zellen der Coeca doch sicher enthaltene Eisen nicht sichtbar gemacht werden konnte, nicht weiter nach. Enthalten mußte es auch deshalb in den Zellen sein, weil bei den in den ersten Stunden nach der Injektion getöteten Tieren die Menge des im Darmlumen befindlichen je nach dem Sekretionszustand

schwankte. Es bleibt der Einwurf übrig, ich hätte zufällig die Stadien der „Eisensekretion" nicht angetroffen; man müßte aber dann für den Durchtritt des Eisens durch das Epithel eine außerordentlich kurze Zeit ansetzen, und dies scheint mir nach meinen Untersuchungen durchaus unannehmbar.

Naturgemäß bekam ich besonders bei den in den ersten Stunden nach der Injektion getöteten Tieren recht wechselnde Sekretionsstadien; doch hatte ich die Schaben absichtlich vorher nicht längere Zeit hungern lassen, da ich die Sekretion unter normalen Bedingungen beobachten wollte, und die Schaben sind so gefräßig, daß man sie eigentlich immer mit prall gefülltem Kropfe antrifft. Ein nach 2 Stunden getötetes Tier, das auf Eisen untersucht wurde, zeigte bei stark vakuolisiertem Darmepithel und schlecht erhaltenem Stäbchensaum bereits eine deutliche Blaufärbung der peritrophischen Membran. Bei einigen anderen nach 4 und 5 Stunden abgetöteten Schaben ließ sich Eisen im Darm noch nicht nachweisen. In diesen Fällen befand sich das Epithel im „Ruhestadium", d. h. der Stäbchensaum war fast überall unversehrt, Vakuolen und aus den Zellen ausgetretenes Sekret fehlten nicht völlig, waren aber selten. Der Darminhalt von nach 8 und mehr Stunden untersuchten Tieren war ausnahmslos eisenhaltig, die Epithelzellen enthielten mehr oder weniger zahlreiche Vakuolen, der Stäbchensaum war erhalten. Wie bei den Versuchen Steudel's war nach 20 Stunden der Mitteldarminhalt am stärksten eisenhaltig, der Inhalt des Enddarmes manchmal ganz gleichmäßig gebläut. Einige Male traf ich auch die Stadien an, in denen sich auf einer größeren Strecke des Mitteldarmes das Sekret eben ins Darmlumen ergoß, in einem Falle waren die Sekretvakuolen eben abgestoßen worden und noch im Lumen zu sehen. Dabei fehlte der Stäbchensaum an manchen Stellen vollkommen, an anderen schien er gerade wieder rückgebildet zu werden.

Man kann also nicht daran zweifeln, daß es bei Periplaneta zu einer bläschenförmigen Ausstoßung des Sekretes kommt, und meine Befunde bestätigen in dieser Hinsicht die Schilderung Steudel's entsprechen aber seiner Darstellung von der Sekretion nicht völlig. Ich konnte nicht finden, daß das Epithel dabei wirklich sein Aussehen völlig ändert. Manche der mit ammonsulfidhaltigem Alkohol behandelten Präparate ähnelten allerdings den Bildern Steudel's: d. h. das Epithel ließ tatsächlich Zellgrenzen nur schwer erkennen, die Kerne waren etwas deformiert, ihr Chromatin war an die dem Lumen zugekehrte Seite gedrängt und der Stäbchensaum fehlte.

Mit Alkohol-Sublimat-Salpetersäure fixierte Därme, die sich offenbar in gleichen Sekretionsstadien befanden, belehrten aber, daß eine so starke Deformierung nicht stattfindet; denn Schnitte von diesem Material ließen stets deutliche Zellgrenzen erkennen, auch wenn die Sekretvakuolen ihren Inhalt in das Darmlumen ergossen. Die Verlagerung des Kernchromatins zeigte sich häufig in gleicher Weise bei typischen Ruhestadien und muß deshalb wohl als Kunstprodukt erklärt werden. Die von STEUDEL gezeichneten, vollkommen deformierten Kerne sah ich nirgends. Eine Vergrößerung der Kerne während der Sekretion konnte ich nicht beobachten, wohl aber eine Verlängerung der Zellen. Fast unmittelbar unter dem Stäbchensaum liegende Kerne, wohl von zur Abstoßung reifen Zellen, fand ich auch bei ruhendem Epithel ziemlich häufig, manche Schnittbilder konnten aber sogar den Anschein erwecken, als rückten die Kerne während der Sekretion etwas gegen das Lumen vor.

STEUDEL glaubt bewiesen zu haben, daß nur das ruhende Epithel resorptionsfähig sei. Es ist ja nun fast selbstverständlich, daß während der offenbar nur kurze Zeit beanspruchenden Ausstoßung des Sekretes nicht resorbiert werden kann. Auf diese Stadien scheint sich aber STEUDEL zu beziehen; wenigstens sagt er bei Besprechung seiner Injektionsversuche: „Bei einem Tier, das 5 Stunden nach der Injektion getötet wurde, hatte ich das Glück, die Zellen nach eben begonnener Sekret bereitender Tätigkeit anzutreffen. Die Art, wie das Eisen in den Zellen enthalten ist, verleiht ihnen ein sehr überraschendes Aussehen. Die vorderen Teile der Falten (die ältesten, im Stadium am weitesten fortgeschrittenen Zellen) sind über und über mit Eisen erfüllt, das sich teils in Form großer runder blauer Punkte, teils in Form ganz feiner, kaum unter Immersion als solche erkenntlicher Pünktchen zeigt.“ Offenbar ist aber in diesem Zustand die Bildung des Sekretes bereits vollendet. Nach physiologischem Sprachgebrauch hat freilich STEUDEL recht, ich möchte hier aber einige Worte VAN GEHUCHTEN's einfügen. Dieser Autor sagt bei Behandlung des Sekretionsmechanismus im Mitteldarm von Ptychoptera: „Les physiologistes en effet appellent sécrétion l'acte par lequel une cellule glandulaire se débarasse des produits accumulés dans son sein, et ils donnent le nom d'excrétion à l'acte par lequel les produits de sécrétion accumulés dans la cavité glandulaire sont conduits à l'extérieur. Dans ces conditions, un organe complexe seul peut à la fois sécréter et excréter tandisque pour une cellule glandulaire isolée ou une glande unicellulaire, la sécrétion se confond avec l'excrétion. Et comme le mot de sé-

crétion s'applique tout simplement à l'expulsion (active ou passive) des produits élaborés dans la cellule, on en est arrivé à cette situation bizarre: d'appeler cellule glandulaire au repos, une cellule qui élabore dans son sein les produits à éliminer, et qui est par consequent en pleine activité pour ce qui concerne sa fonction spéciale de sécrétion, et cellule glandulaire active une cellule gorgée des produits élaborés et qui n'a plus que s'en débarasser d'une façon souvent entièrement passive. C'est là une situation regrettable."

Daß das Epithel während der Bereitung der Sekrete nicht resorptionsfähig ist, hat Steudel nicht bewiesen. Er fand es zwar während der Absorption von eisenhaltiger Nahrung im „Ruhestadium", da er aber dieses zu weit faßt, geht für unsere Frage wenig aus seinen Versuchen hervor. In seiner Beschreibung des Ruhestadiums: „Das Epithel der Coeca und des Mitteldarmes besteht aus hohen Zylinderzellen, die zu kleinen Falten angeordnet sind. Das Plasma ist nach dem Lumen zu stark verdichtet,[1]) die ovalen Zellkerne sind regelmäßig angeordnet, die Oberfläche ist kontinuierlich nnd durchweg von einem Stäbchensaum eingefaßt", vermisse ich vor allem eine Angabe über Vakuolenbildung. Er beschreibt zwar die Resorptionsvakuolen, in denen das Eisen vorzugsweise enthalten ist, sagt aber von eventuellen Sekretionsvakuolen nichts. Ich sah auch auf Schnitten von typischen Ruhestadien stets hier und da Zellen, die Sekret enthielten resp. in das Darmlumen ergossen, und es scheint mir bedenklich, diese Bildungen etwa für künstlich zu erklären.

Zur Untersuchung des Sekretionsvorganges bei den Hymenopteren erweisen sich die meisten Fixierungsmittel als untauglich, und man muß sich häufig auf Beobachtungen am frisch aufgeschnittenen Darm beschränken. Schnitte von konserviertem Material ergeben oft Bilder, die eine außerordentlich starke „Sekretion" vorzutäuschen imstande sind. Aber schon die Verschiedenheit dieser Pseudosekretionserscheinungen bei Anwendung der einzelnen Fixierungsmethoden rät zur Vorsicht. Bei Anwendung von Flemming'scher

[1]) Diese Plasmaverdichtung ist sichtlich durch die einseitige Einwirkung der Fixierungsmittel hervorgerufen. Sie als Charakteristikum des Ruhestadiums hinzustellen ist schon deshalb unzulässig, da sich das gleiche Verhalten, wenn vielleicht auch wegen der Vakuolen nicht so augenfällig, bei sezernierendem Epithel, sogar auf einer Zeichnung Steudel's, nachweisen läßt.

Lösung sind die neben den Krypten gelegenen Zellen gleichsam zerflossen (Tafelfigur 1), so daß eine scharfe Grenze des Epithels nicht zu sehen ist, während bei Anwendung von Sublimat-Alkohol-Salpetersäure dieselben Zellen ebenfalls ihren oberen Teil, aber in Gestalt eines scharf umgrenzten Tröpfchens, abgestoßen haben. Bei Untersuchung von Schnitten durch den Wespendarm zweifelte ich anfangs nicht, es wirklich mit tröpfchenförmiger Sekretion zu tun zu haben. Man sieht, wie aus den Zellen Bläschen austreten, die langsam größer zu werden scheinen, aber noch durch einen Stiel mit der Zelle verbunden sind (Textfigur 5). In weiteren Stadien werden diese Tröpfchen abgestoßen, der ganze obere Teil der Zellen verliert seine Form, die Zellgrenzen sind nur undeutlich sichtbar und unregelmäßig, die Kerne deformiert, der Stäbchensaum fehlt. Gewöhnlich zeigen die dem Lumen am weitesten zugekehrten, ältesten Zellen bei erhaltenem Stäbchensaum und sonst guter Konservierung die kleinen Ausstülpungen, während sich die im Grunde der Ringwülste liegenden Zellen im gleichen Darm in lebhafter „Sekretion" befinden. Höchstwahrscheinlich handelt es sich aber hierbei um reine Kunstprodukte, die in der großen Empfindlichkeit besonders der jugendlichen Zellen ihren Grund haben. Dafür spricht, daß Schnitte durch den Mitteldarm von eben vor dem Ausschlüpfen stehenden Wespen (und Bienen) desgleichen von einem zu Anfang des Dezember im Winterschlaf gefundenen Wespenweibchen die gleichen Erscheinungen darboten; die Untersuchung des frisch aufgeschnittenen Darmes vollends verschafft Gewißheit, daß es zumindest nicht zu einer Deformierung der Zellen kommt, denn die meist sechseckigen Zellgrenzen sind auch im Grunde der Ringwülste deutlich zu sehen. Die Oberfläche des Epithels erscheint ebenfalls unversehrt, doch ist eine sichere Beobachtung bei dem kleinen Durchmesser der Zellen schwierig, zumal sich regelmäßig auch bei dem in seiner eigenen Flüssigkeit untersuchten Darme nach kurzer Zeit eine Quellung der jüngeren Zellen einstellte.

RUNGIUS beschreibt Sekretbildung im Hals der Kryptenschläuche bei Dytiscus marginalis, und die dort sezernierenden Zellen entsprechen den jüngeren, neben den Krypten liegenden Zellen der Hymenopteren. Der schlechte Erhaltungszustand gerade dieser Zellen könnte zu der Annahme führen, es liege etwas ähnliches auch bei den Hymenopteren vor. Da ich aber bei den Tenthrediniden, bei denen die betreffenden Zellen meist gut erhalten sind, und bei den Ameisen, bei denen sie nicht bis ans Lumen reichen. Sekret oder Vakuolen in ihnen nicht finden konnte, glaube ich ohne zwingen-

den Grund eine derartige Sekretbildung auch für die übrigen Hymenopteren nicht annehmen zu dürfen.

Die Randzellen des Mitteldarmepithels der Hymenopteren enthalten mehr oder weniger reichlich lichtbrechende, rundliche Körperchen, die Frenzel'schen „Sekretkugeln". Ihre Konservierung ist leider schwierig, da sie sich in Säuren lösen und auch bei bloßer Alkoholbehandlung nicht immer erhalten bleiben. Eigentümlicherweise fand ich sie einige Male auf Präparaten, die kurze Zeit (etwa $^1/_4$ Stunde) mit Sublimat-Alkohol-Salpetersäure behandelt worden waren, erhalten. Biedermann möchte sie als Speichermaterial auffassen, es ist aber nach den Untersuchungen Semichon's nicht zweifelhaft, daß man es hier wirklich mit dem geformten Sekretdes Mitteldarmes zu tun hat. Semichon untersuchte die Honigverdauung im Hummeldarm und kam inbetreff der Sekretkugeln zu folgendem Resultat: „Les cellules en massue, qui couronnent les rides de l'intestin moyen elaborent un-produit de sécretion, affectant l'apparence de grains refringents. Ceux-ci ne sont pas expulsés d'un seul coup ainsi que certains fixateurs pourraient le faire croire. En face des cellules et à leur voisinage immédiat, le miel est parsemé de grains semblables à ceux qu'elles contiennent, ils deviennent de moins en moins nombreux dans celle-ci à mesure que la digestion s'avance." Und ganz ebenso sagt er von der Honigverdauung der Drohnen: „La diminution des grains dans les cellules est graduelle et parallèle à la modification du miel." Ich vermochte diese diffizilen Untersuchungen nicht einwandfrei nachzuprüfen, kann aber eine am Mitteldarmepithel von Camponotus gemachte Beobachtung mitteilen, die ganz den Befunden Semichon's entspricht. Läßt man Arbeiter oder Weibchen von Camponotus längere Zeit, zumindest 8 Tage, hungern, so wird die älteste Zellschicht des Mitteldarmepithels völlig abgestoßen, und während sich die Regenerationszellen nur wenig vergrößert haben, ist die mittlere Zellschicht zu der Größe der ältesten herangewachsen. Diese nunmehrigen Randzellen sind gleichmäßig mit Sekretkugeln gefüllt, die nach Fixierung des Epithels ihre Spuren in Gestalt einer regelmäßig netzförmigen Struktur des Plasmas hinterlassen. Das Epithel von Tieren ohne Hungerzeit zeigt diese Netzstruktur gewöhnlich nicht, obgleich die Zellen ganz sicher Sekretkugeln enthielten, und es liegt nahe, den Grund dafür in den dann noch in den Zellen enthaltenen Absorptis zu suchen. Füttert man nun Hungertiere mit fetter Milch und untersucht man das nach 10—15 Stunden mit Flemming'scher Lösung konservierte, in Resorption befindliche Mitteldarmepithel, so erhält

man Bilder, von deren Aussehen Tafelfig. 7 eine Vorstellung zu geben versucht. Das Plasma ist schwer färbbar, die Kerne sind deformiert, der Stäbchensaum nicht überall erhalten, Zellgrenzen sind kaum erkennbar. Kurz, man möchte glauben, es mit einem ausgesprochenen STEUDEL'schen Sekretionsstadium zu tun zu haben. Dabei sind die Zellen in voller Resorption, wie die Menge der in ihnen enthaltenen Fetttröpfchen beweist. Soweit aber, und nur soweit die Zellen mit diesen Tröpfchen erfüllt sind, ist die gleichmäßig netzförmige Plasmastruktur verschwunden oder wenigstens so vergröbert, daß sie der Größe und Verteilung der Sekretkugeln durchaus nicht mehr entspricht. Dies Verhalten ist das gleiche, wie es SEMICHON beobachtete: Die Sekretkugeln verschwinden nach Maßgabe der fortschreitenden Resorption. In welcher Weise sich der Vorgang abspielt, ob, wie SEMICHON für die Apiden angibt, die Sekretkugeln als solche ausgestoßen, oder ob sie noch innerhalb der Zelle aufgelöst werden, konnte freilich nicht klargestellt werden.

Im Anschluß an die Sekretion muß auch der viel erörterten peritrophischen Membran, die den Mitteldarminhalt vieler Insekten umkleidet, gedacht werden. Die Mehrzahl der Autoren hält sie für ein Schutzorgan für das Epithel, BERLESE nennt sie einen Dialysator, der zwar Peptone durchließe, Albuminen aber den Durchtritt verwehre. Die Angaben über ihre Herkunft sind verschieden. PLATEAU, FRENZEL, SCHIEMENZ und PETERSEN, die sie bei Hymenopteren untersuchten, hielten sie für ein Produkt der Zellen des ganzen Mitteldarmes, SCHIEMENZ gibt sogar an, auf ihr die Abdrücke der einzelnen Zellen gesehen zu haben. VAN GEHUCHTEN (Larve von Ptychoptera contaminata), BORDAS (Raupe von Jo Irene) u. a. stellten als ihren Ursprungsort eine besondere Zellschicht im vorderen Teil des Mitteldarmes fest, und BERLESE, der sie bei der Imago von Calliphora untersuchte, glaubt diese Befunde verallgemeinern zu dürfen. Gleicher Ansicht ist auch SEMICHON, der von der peritrophischen Membran der Bienen sagt: „Il importe de distinguer de la membrane peritrophique vraie dont l'existence se constate par vivisection, les membranes illusoires que l'on rencontre dans les coupes et qui résultent de la précipitation de differentes matières, par le fixateur . . . Il est possible aussi que la matière qui la constitue, sécrétée autour de la partie pendante de la valvule cardiaque, s'écoule en plus grande abondance au moment où le pollen franchit cette valvule." Wenn es nun auch sicher ist, daß viele der „peritrophischen Membranen", die man besonders an mit FLEMMING'scher Lösung konserviertem Material zu sehen be-

kommt, als Kunstgebilde erklärt werden müssen, konnte ich mich doch von einem solchen Ausfließen der Membran vom oberen Teile des Mitteldarmes nicht überzeugen. Man müßte doch erwarten, daß die zu dieser enormen Absonderung bestimmten Zellen irgendwie vor dem übrigen Epithel differenziert wären; davon zeigten aber die mir vorliegenden zahlreichen Längsschnitte durch den oberen Teil des Mitteldarmes der untersuchten Hymenopteren nur recht wenig. Allerdings fällt vor allem bei Bienen und Hummeln der erste Epithelwulst, von dem die peritrophische Membran ihren Anfang nimmt, durch das dichtere Plasma und die deshalb stärkere Färbbarkeit der Zellen etwas auf: da die Zellen sich aber sonst nicht weiter von denen des übrigen Epithels unterscheiden und auch einen Stäbchensaum besitzen, kann ich mich nicht entschließen, sie allein für die Bildung der peritrophischen Membran verantwortlich zu machen. Andererseits findet man tatsächlich auch bei frisch untersuchten Bienen und Wespen nicht nur eine, sondern mehrere derartiger Membranen. Besonders bei Wespen (aber auch bei Bienen) setzt sich die peritrophische Membran, während sie im vorderen Teile des Mitteldarmes manchmal vollkommen fehlt, in seinem hinteren Teile häufig aus vielen, ziemlich regelmäßig übereinander angeordneten Lagen zusammen. Daß sie im vorderen Teile des Darmes fehlen kann, besagt allerdings nichts; aber wie will man sich die Übereinanderschiebung der schlauchförmigen Häutchen, bei der die jüngeren über die älteren zu liegen kommen, erklären, wenn sie wirklich nur von einem im vorderen, bei Wespen viel dünneren Mitteldarmabschnitt gelegenen Epithelring gebildet würden? Rengel nennt die peritrophische Membran „eine wahre Intima", mit der sich die Zellen während der Ruhepausen umkleiden sollen, und meine Befunde an der Larve von Camponotus scheinen die ebenfalls vertretene Ansicht zu bestätigen, daß in manchen Fällen die abgestoßenen Stäbchensäume Anlaß zu ihrer Bildung geben. Für die Imagines, besonders der mit reich gewulstetem Mitteldarm ausgestatteten Formen, trifft dies aber sicher nicht zu, da man sonst, wovon nichts zu bemerken, Membranen von recht großer Ungleichmäßigkeit erwarten müßte. Vielmehr scheint mir die Leichtigkeit, mit der durch Reagentien membranartige Bildungen im Mitteldarm hervorgerufen werden, darauf hinzudeuten, daß es sich dabei um die Vergröberung eines normalen Vorganges handelt; und es bleibt für mich nur die Annahme übrig, die peritrophische Membran komme durch die (saure) Reaktion des

in den Mitteldarm übertretenden Kropfinhaltes auf das (alkalische) Mitteldarmsekret aus diesem zustande.

Wie alle Beobachter fand ich die peritrophische Membran meist nur bei mit fester Nahrung gefülltem Mitteldarm ausgebildet. Sie fehlt den Imagines von Camponotus und Formica völlig, desgleichen vermißte ich sie bei Chrysis und den Sphegiden, deren Darm keine feste Nahrung enthielt. Bei den untersuchten Ichneumoniden, auch wenn sie einige wenige Pollenkörner gefressen hatten, und den Tenthrediniden, deren Darmkanal fast stets prall mit fester Nahrung gefüllt ist, zeigte sie sich so schwach entwickelt, daß ich nicht sicher bin, ob es sich vielleicht nicht um bloße Kunstgebilde handelte.

Zusammenfassung. Ich komme betreffs der Sekretionsvorgänge zu folgendem Resultat: Die Sekretion verläuft bei Periplaneta, ähnlich wie bei den Larven von Aeschna (VOINOW) und Dytiscus (RUNGIUS), in der Weise, daß in den Zellen Vakuolen gebildet werden, die sich unter gleichzeitiger Vergrößerung dem freien Rande der Zellen nähern. Bei der Ausstoßung dieser Sekretvakuolen verschwindet der Stäbchensaum. Die von STEUDEL beobachtete starke Deformierung des Epithels während der Sekretion vermochte ich nicht festzustellen. Versteht man wie STEUDEL unter sezernierendem Epithel nur solches, das eben seine Vakuolen ausstößt oder auszustoßen im Begriff ist, so wird sich gegen die behauptete Resorptionsunfähigkeit während der Sekretion kaum etwas einwenden lassen, da ja der Darminhalt durch das nach außen drängende Sekret vom Epithel getrennt ist. Da ich aber wie VAN GEHUCHTEN die offenbar nur kurze Zeit beanspruchende Ausstoßung des Sekretes, nach der sehr bald erneute Vakuolenbildung einzusetzen scheint, nur als den Schlußakt der Sekretion auffasse, kann ich mich nicht dazu verstehen, eine scharfe Grenze zwischen ruhendem, resorptionsfähigem und sezernierendem, resorptionsunfähigem Epithel anzunehmen.

Der Sekretionsvorgang der Hymenopteren läßt sich mit dem von Periplaneta nicht vergleichen. Vakuolenbildung in den Randzellen konnte in keinem Falle festgestellt werden. Ob die neben den Krypten gelegenen, halberwachsenen Zellen in einigen Fällen in der von RUNGIUS für Dytiscus beschriebenen Weise sezernieren, vermag ich nicht mit Sicherheit zu verneinen, doch würde diese Art der Sekretion, auch wenn sie wirklich stattfände, eine sicher nur untergeordnete Rolle spielen. An der Bedeutung der in den Randzellen enthaltenen lichtbrechenden Körper als Sekretkugeln kann meines Erachtens nicht gezweifelt werden. Da diese während

der Resorption verschwinden, halte ich mich für berechtigt, mit Semichon den Satz zu vertreten: Resorption und Sekretion sind in den Randzellen des Mitteldarmepithels der Bienen und Ameisen (die übrigen Hymenopterenfamilien konnten daraufhin nicht untersucht werden) nicht zeitlich vollständig getrennte Prozesse, sondern die gleichen Zellen enthalten sowohl Sekrete als auch Absorpta, und zwar je mehr Sekrete desto weniger Absorpta und umgekehrt.

Für die Entstehung der peritrophischen Membran schließlich mache ich bei den Hymenopteren nicht allein einen im vorderen Teil des Mitteldarmes gelegenen Epithelring, sondern das gesamte Epithel des Mitteldarmes verantwortlich. Bei den Larven von Camponotus geben sehr wahrscheinlich die abgestoßenen Stäbchensäume Anlaß zu ihrer Bildung, bei den Imagines halte ich sie für ein Koagulationsprodukt der zerflossenen Sekretkugeln.

## Versuche zur Fettresorption.

Apis mellifica. Petersen untersuchte die Verdauung bei der Honigbiene und verfütterte unter anderem auch angesüßte Ölemulsionen. Eine Resorption des Fettes konnte er in keinem Darmabschnitt nachweisen. Leider erschien seine Arbeit erst nach Abschluß meiner Versuche; denn ich hatte die gleichen Erfahrungen machen müssen. Die Fütterungsversuche leiden unter der Hinfälligkeit der gefangen gehaltenen Bienen. Die im Hochsommer vom Flugloch des Stockes genommenen und in weiten Glasgefäßen oder Holzkästen untergebrachten Tiere starben meist sämtlich bereits nach 2—3 Stunden. Etwas besseren Erfolg hat man mit überwinterten Bienen oder solchen von der letzten Brut. Von diesen hält sich ein gewisser Prozentsatz einige Tage leidlich gut, wenn ihnen Zuckerwasser zur Verfügung steht.

Da Kontrollversuche den gesamten Darmtraktus dieser (Tracht) Bienen fettfrei zeigten, konnte ohne längere Hungerzeit zu Fütterungsversuchen übergegangen werden. Wie Petersen verfütterte ich anfangs angesüßte Ölemulsionen. Die Tröpfchen der Emulsion liefen aber bereits im Mitteldarm zusammen und im Rektum befand sich, wenn es überhaupt so weit kam, ein einziger großer Öltropfen. In den Epithelien des Darmes war kein Fett nachzuweisen. Ich versuchte es deshalb mit fetter, ebenfalls etwas angesüßter Milch. Nach verschieden langer Zeit wurden die Bienen getötet, länger als 12 Stunden gelang es mir nie, sie nach der Fütterung am Leben zu erhalten. In den ersten 2 Stunden

trat nur wenig der im Honigmagen geronnenen Milch in den kollabierten Mitteldarm über. Nach 3 Stunden war der größere Teil der aufgenommenen Milch in den nunmehr prall und durchscheinend gewordenen Mitteldarm gelangt und konnte im unverletzten Darm als scharf abgesetzter, wurstförmiger Körper beobachtet werden. Die später getöteten Tiere zeigten dasselbe Verhalten, d. h. weiter als in den vorderen Teil des Dünndarmes gelangte die Milch nicht. Die Mitteldarmzellen enthielten keine Fetttröpfchen[1]).

Um etwaige Störungserscheinungen, die sich aus dem Gefangenhalten der Bienen ergeben könnten, zu vermeiden, verabreichte ich einem ganzen Bienenstocke an 2 aufeinanderfolgenden Nachmittagen je $^1/_2$ Liter lauwarme, etwas angesüßte fette Milch. Es geschah dies zu Anfang des September, und aus der Stülpflasche, in der die Milch gegeben wurde, war an den vorhergehenden Tagen Zuckersaft verfüttert worden. Die Bienen verzehrten aber bis zum nächsten Morgen nur je ungefähr 10 ccm der Flüssigkeit, und im Darm der untersuchten Exemplare war nichts davon zu finden. Augenscheinlich hatten sie die Milch überhaupt nicht bis in den Mitteldarm kommen lassen, sondern sie in die Waben ausgebrochen: denn bei der späteren Öffnung des Stockes zeigte sich eine ganze Reihe der Honigzellen mit eingetrockneter Milch gefüllt.

Die mit einer ihnen unnatürlichen Kost gefütterten Bienen erweckten also den Anschein, als sei ihr Darm zu einer Fettresorption nicht imstande. Wahrscheinlich waren aber nur die einzelnen Tröpfchen selbst einer so feinen Emulsion wie der Milch für die Verdauungssekrete ihres Mitteldarmes zu groß; denn das im Pollen ganz außerordentlich fein verteilte Fett vermögen sie recht wohl zu verdauen. Allerdings muß man, um dies festzustellen, Bienen aus dem Stock, am besten von den Brutwaben nehmen. Diese enthalten bei gewöhnlich leerem Kropf meist ansehnliche Mengen Pollen im Mittel- und Enddarm. Die im Mitteldarm befindlichen Pollenkörner sind teils unversehrt, teils haben sie ihren durch Os-

[1]) Leider ist der Erhaltungszustand des Epithels gerade bei Bienen nach Milchfütterung ein außerordentlich schlechter. Selbst wenn es zu einer, wenn auch sicherlich geringen Fettresorption käme, würde man diese kaum nachweisen können, da die freien Ränder der Zellen mehr oder minder zerflossen sind. Ob diese Erscheinung möglicherweise damit zusammenhängt, daß die im Kropf sauer gewordene Milch eine vielleicht übermäßige Säuerung des Mitteldarminhaltes bewirkt, die das Epithel für die Einwirkung der Fixierungsmittel empfindlicher machen könnte, vermag ich nicht zu sagen, halte aber ihretwegen jetzt selbst die Milchfütterung bei Bienen für verfehlt.

mium stark geschwärzten Inhalt austreten lassen. Ein verhältnismäßig kleiner Teil des Pollenfettes wird von den Randzellen des Mitteldarmepithels resorbiert. Ich konnte diese Resorption stets nur im hinteren Teil des Mitteldarmes wahrnehmen, am stärksten ist sie in der nächsten Nähe der Einmündung der Malpighischen Gefäße. Das Fett ist in den Zellen in Gestalt kleiner, unter sich fast gleich großer Tröpfchen enthalten; manchmal so reichlich, daß die Zellen fast gänzlich damit erfüllt sind (Tafelfig. 1 u. 2).

Der verbleibende Inhalt des Mitteldarmes tritt durch die Pylorusklappe in den Dünndarm, und zwar in einzelnen Portionen, die durch die Kontraktion des kräftigen, um den Anfangsteil des Dünndarmes laufenden Ringmuskels abgeschnürt werden. Diese Nahrungsballen erleiden im Dünndarm keine Veränderung und passieren ihn augenscheinlich recht schnell, da man sie nur selten darin antrifft.

Im Rektum angelangt, lösen sich die durch die Reste der peritrophischen Membran zusammengehaltenen Ballen nicht auf, sondern schwimmen in größerer Anzahl als ungefähr $^1/_2-1$ mm dicke Kügelchen in einer schwach gelblichen Flüssigkeit.

Durch die lebhaften peristaltischen Bewegungen des Rektums (die man hier und da an frisch geöffneten Bienen zu Gesicht bekommt) werden sie auf und ab getrieben und verlieren in dem Maße an Volumen als der Inhalt der Pollenkörner verdaut wird. Denn tatsächlich wird der größere Teil des Pollenfettes, und dem Anschein nach auch des Eiweißes, erst hier resorbiert. Während die zuletzt eingetretenen, größten Portionen sich in nichts vom Mitteldarminhalt unterscheiden, also außer vielen unverletzten Pollenkörnern das durch Osmium immer noch stark geschwärzte, scheinbar wenig veränderte ausgetretene Spermatoplasma des Pollens enthalten, zeigen die länger im Rektum befindlichen viel weniger unversehrte Körner und eine infolge der schwächeren Osmierung hellere Färbung. Die kleinsten, am längsten im Rektum befindlichen Portionen schließlich bestehen nur noch aus den mit Resten der peritrophischen Membran vermengten, völlig deformierten Pollenschalen. Gleichzeitig häuft sich in den Zellen des Rektums eine manchmal erstaunlich große Menge von Fett an (Tafelfigur 9), so daß die an sich viel breiter als hohen Zellen beträchtlich aufschwellen. War das Rektum bis zum Schwinden der Falten gefüllt, so ist mit Ausnahme der Rektaldrüsen häufig kaum eine Zelle fettfrei; bei geringerer Füllung weisen es nur die dem Lumen zunächst gelegenen Zellen auf. Ob und wie weit die außerordentlich reiche Bakterienflora des Rektums, auf die meines Wissens zuerst Petersen

aufmerksam gemacht hat, die Resorptionsfähigkeit befördert, vermag ich nicht zu entscheiden.

Bei gefangen gehaltenen Bienen finden sich noch nach 2 Tagen unvollständig verdaute Nahrungsballen im Rektum, doch wird dies den normalen Verhältnissen nicht entsprechen, da die Bienen in der Gefangenschaft nach kurzer Zeit zu fliegen aufhören und völlig ruhig dasitzen, während sie sonst im Fluge zu defäzieren pflegen. Dies könnte eine Verlangsamung des Verdauungsvorgangs oder gar völlige Sistierung zur Folge haben.

Begreiflicherweise ist der Mai und die erste Hälfte des Juni, also die Zeit der stärksten Brut, für die Beobachtung der Fettresorption am günstigsten. Wie bereits bemerkt, tut man am besten, die Bienen dazu aus dem Stocke zu nehmen und darauf zu achten, daß man die jüngeren Brutbienen vor sich hat. Denn nur bei ihnen findet man mit einer gewissen Regelmäßigkeit den Mittel- und Enddarm stark mit Pollen gefüllt und in Resorption. Die an den schadhaften Flügeln und der mangelhaften Behaarung meist leicht kenntlichen älteren Trachtbienen haben gewöhnlich, auch wenn man sie aus dem Stocke nimmt, nur wenig Pollen in ihrem Darmkanal und Fetttröpfchen in den Epithelzellen sind selten oder fehlen gänzlich. Die Angabe LEUCKART's daß auch die Trachtbienen den Pollen bis auf die Hüllen verdauen sollen, vermag ich nicht zu bestätigen, denn ich fand in ihrem Rektum, wenn es überhaupt Pollen enthielt, stets reichlich unversehrte Körner und vermißte vor allem die nur noch aus den Pollenschalen bestehenden Kotballen stets. Man kann deshalb wohl annehmen, daß die in ihrer Jugend übernährten Bienen für die kurze Zeit ihres späteren Lebens als Trachtbienen nur wenig fett- und stickstoffhaltige Nahrung bedürfen und demgemäß auch die Fähigkeit, das Spermatoplasma des Pollens vollkommen auszunützen, verloren haben. Hiervon ausgenommen sind die überwinterten Bienen, bei denen ich einige Male im April eine ziemlich bedeutende Resorption beobachten konnte. Bei allen in den Herbst- und Wintermonaten frei gefangenen oder aus dem Stocke genommenen Bienen war eine Fettverdauung in keinem Falle festzustellen. Das Rektum von im Januar nach einer längeren Kälteperiode aus dem Stocke genommenen Bienen erwies sich zwar so stark mit einer ziegelmehlähnlichen Masse, den nicht zu einzelnen Ballen vereinigten Pollenkörnern, gefüllt, daß es fast das ganze Abdomen einnahm; in den Epithelzellen war jedoch keine Spur von Fett nachzuweisen und die Pollenkörner waren meist unversehrt. Diese Beobachtungen scheinen die Behauptung KÜSTEN-

MACHER's, die Bienen könnten überhaupt nur frischen Pollen verwerten, zu beweisen.

Es ist noch hinzuzufügen, daß frisch geschlüpfte Bienen, gleich wie die nur von Honig lebenden Drohnen, ebenfalls niemals Fetttröpfchen in den Zellen des Mittel- oder Enddarmes enthielten.

## Bombus.

Im Frühjahr wurden Weibchen, im Sommer Arbeiter zu den Fütterungsversuchen verwendet. 24 Stunden ohne Nahrung gehalten, nahmen sie angesüßte Ölemulsionen willig auf. Die Emulsion begann sich, wohl infolge der sauren Reaktion, bereits im Honigmagen zu klären, nach 12—15 Stunden war das Rektum mit klarem Öl gefüllt. Eine Resorption konnte nicht nachgewiesen werden. Nach Milchfütterung erschienen die leidlich erhaltenen Randzellen etwas dunkler als bei ungefütterten Tieren, doch war es auch bei stärkster Vergrößerung nicht möglich, diese graue Färbung in einzelne Tröpfchen aufzulösen.

Die sofort nach dem Fang getöteten Tiere ließen ebenfalls weder im Mitteldarm noch im Rektum Fettresorption erkennen. Es mag dies wohl damit zusammenhängen, daß mir nur im Fluge gefangene Hummeln zur Verfügung standen; die im Nest befindlichen dürften sich doch wahrscheinlich nicht anders als die Bienen verhalten.

## Vespa.

Auffälligerweise waren die im Frühjahr fliegenden Wespenweibchen empfindlicher als die Hummelweibchen. Sie vertrugen weder Ölemulsion noch Milch und gingen regelmäßig 3—6 Stunden nach der Fütterung zugrunde. Ich wandte mich deshalb an die Arbeiter, von denen im Juli einige 20 unter gleichen Verhältnissen wie die Bienen gehalten wurden. Sie vertrugen die Gefangenschaft gut und nahmen gierig die gereichte Milch auf, die man bei der 8 und 12 Stunden später erfolgten Präparation wie bei den Bienen und übrigens auch den Hummeln durch den Mitteldarm durchscheinen sah. Gleichwohl fanden sich in den Epithelzellen keine Fetttröpfchen. Im Glauben, daß bei den omnivoren Wespen ganz sicher eine Fettresorption nachweisbar sein würde, schob ich die Schuld auf die unnormalen Bedingungen und brachte ein ausgegrabenes, wenig beschädigtes Wespennest mit seinen Bewohnern in einer Kiste unter. Die Wespen gewöhnten sich schnell an ihren

neuen Aufenthaltsort, und es wurde ihnen 14 Tage lang freier Ein- und Ausflug gestattet, während welcher Zeit sie sich völlig wohl befanden. Hierauf wurden sie 2 Tage bei Zuckersaft und einen Tag ganz ohne Nahrung belassen. Da sie anfingen, ihre Larven aus den Waben herauszureißen und zu zerbeißen, bekamen sie nunmehr angesüßte Milch verabreicht. Wie sich zeigte, war das Resultat ebenfalls negativ. Die Tiere hatten sich genau wie bei dem vorhergehenden Versuch verhalten. Sie waren nach 18 Stunden getötet worden, und der Darmkanal der untersuchten Exemplare zeigte sich mehr oder weniger gefüllt, da ihnen die Milch während dieser ganzen Zeit zur Verfügung gestanden hatte. In einigen Fällen ließ sich hier besonders schön der Übertritt der Milch aus dem Mitteldarm in das Rektum verfolgen; der Dünndarm enthielt in gleichen Abständen 8—10 Nahrungsballen. Im Rektum befand sich eine weiße Masse, die sich scheinbar nur durch ihre krümelige Beschaffenheit von der verfütterten Milch unterschied.

Es geht hieraus hervor, daß die Imagines der Wespen nicht imstande sind, das in der Milch enthaltene Fett zu resorbieren, oder wenigstens, daß etwa resorbiertes Fett durch Osmierung nicht nachweisbar ist.

Um mich über den eventuellen Aufbau von Fett in den Darmzellen zu vergewissern, waren andere Wespen einige Tage nur mit Obst gefüttert worden. Die Untersuchung zeigte das Epithel des Mitteldarmes vollkommen fettfrei. Die sehr flachen Zellen des Rektums sind leider nach Behandlung mit Flemming'scher Lösung so schlecht erhalten, daß eine exakte Untersuchung nicht möglich ist.

Da sich das Darmepithel der sofort nach dem Fang getöteten Wespen, bei denen darauf geachtet wurde, daß der Darm gefüllt war, ebenfalls frei von Fetttröpfchen erwies, bin ich nicht imstande, eine Angabe über Resorption von Fett zu machen.

### Camponotus ligniperdus.

Von den Ameisen erschien mir der große Camponotus zu Fütterungsversuchen am geeignetsten. Da der beliebig langen Gefangenhaltung nichts im Wege steht und Nahrungsentziehung dank des stark entwickelten Fettkörpers wochenlang schadlos ertragen wird, war von hier ein einwandfreies Ergebnis zu erwarten. Es wurden sowohl Weibchen als Arbeiter verwendet. Ich ließ die Tiere 3—8 Tage ohne Nahrung und brachte ihnen dann gewaltsam

durch Bestreichen der Mandibeln Öl bei. Der Kropf von nach 5 Stunden getöteten Tieren war mit klarem Öl gefüllt, die Zellen des Mitteldarmes enthielten unter ihrem freien Rande kleine Fetttröpfchen. Bei den nach 10 Stunden untersuchten Tieren war der Kropf meist wieder leer, der Mitteldarm enthielt immer nur wenig Öl, die Hauptmasse fand sich in klarem Zustande im Rektum. Die Mitteldarmzellen waren nicht stärker mit Fetttröpfchen erfüllt als bei den nach 5 Stunden getöteten (Tafelfig. 4). Die Resorption war also eine sehr unvollständige, und ich verfütterte deshalb in der Folgezeit auch hier angesüßte Milch, die gern aufgenommen und gut vertragen wurde. Bereits nach 3 Stunden konnten in manchen Fällen Fetttröpfchen in den oberflächlichen Partien der Mitteldarmzellen wahrgenommen werden. Während aber bei Ölfütterung die Resorption nicht weiter ging, kam es hier zu einer vollständigen Verdauung des in der Milch enthaltenen Fettes. Bei einem nach 24 Stunden getöteten Camponotusweibchen, das reichlich Milch gefressen hatte, war der Kropf leer, in den Zellen des Rektums war ebenfalls kein Fett nachzuweisen, dagegen erwiesen sich die Randzellen des Mitteldarmes mit verschieden großen Fetttröpfchen stark gefüllt. Die im Rektum befindlichen Kotmassen waren fast vollkommen fettfrei. Eine Resorption im Rektum ließ sich wie gesagt nicht feststellen.

Es darf nicht verschwiegen werden, daß häufig auch im Mitteldarm von Tieren, die Milch gefressen hatten, Resorption nicht beobachtet werden konnte. Ich schreibe dies aber nicht wechselnden Sekretionsstadien im Sinne Steudel's zu, sondern glaube annehmen zu dürfen, daß es sich in diesen Fällen entweder um zu alte oder zu junge Randzellen handelte. Die zu alten werden aber zu einer normalen Sekretions- und somit auch Resorptionstätigkeit nicht mehr, die zu jungen noch nicht imstande sein. Bei der lebhaften periodischen Epithelerneuerung im Mitteldarm von Camponotus kann dies Verhalten nicht weiter wundernehmen.

### Sofort nach dem Fang konservierte Hymenopteren.

Man findet das Darmepithel der auf Blüten oder an Obst gefangenen Hymenopteren verhältnismäßig recht selten in Fettresorption. Es mag dies daher kommen, daß sich die meisten Formen nach Füllung ihres Kropfes in ihren Bau oder sonst einen versteckten Ort zurückzuziehen pflegen und deshalb gewöhnlich nicht zur Verfügung stehen. Eine Ausnahme machen die sehr trägen

Tenthrediniden aus den Gattungen Allantus und Macrophya, die gleich an Ort und Stelle die aufgenommene Nahrung [1]) verdauen. Infolgedessen enthielten die untersuchten Exemplare fast immer Fetttröpfchen in den Randzellen besonders des hinteren Mitteldarmabschnittes; doch sind die Tröpfchen klein und nicht allzu zahlreich (Textfig. 8). Desgleichen waren die Zellen des Rektums häufig stark mit Fett gefüllt (Tafelfig. 10) und steht also die Rektalverdauung der Honigbiene nicht vereinzelt da. Außerdem fand ich resorbiertes Fett, und zwar ausschließlich in den Randzellen des Mitteldarmes, nur noch bei verschiedenen Andrenen, bei Anthophora, Formica rufa, Pompilus viaticus (Tafelfig. 3) und einem Odynerus.

Daß es sich in allen diesen Fällen hauptsächlich um wirkliche Fettresorption, und nicht etwa bloß um Bildung von Fett aus eiweißartiger Substanz, wie sie WEINLAND von der Calliphoralarve nachwies, oder um gespeichertes Fett, wie es für Periplaneta wahrscheinlich ist, handelt, lehrt das Verschwinden des Milchfettes im Darmkanal von Camponotus, das des Pollenfettes in dem der Bienen und Tenthrediniden ohne weiteres. Im Gegenteil wird man auf Grund der Befunde an Wespen und dem ausnahmslosen Fehlen von Fettanhäufungen in den Darmepithelien bei fettfreier Kost den Imagines der Hymenopteren überhaupt das Vermögen, in den Darmzellen Fett aufzubauen, absprechen müssen.

Zusammenfassung. Im allgemeinen läßt sich sagen: die Fähigkeit der Fettresorption ist bei den Imagines der Hymenopteren gering. Mit Ausnahme der Formiciden, speziell Camponotus, war eine Resorption verfütterten Fettes nicht nachzuweisen. Resorption des Pollenfettes wurde nur bei Formen mit wohlentwickeltem Mitteldarmepithel beobachtet. Daß die offenbar rückgebildeten Epithelien der Chrysididen und Ichneumoniden, deren Nahrungsaufnahme sich auf gelegentliches Naschen von Blütennektar und Pollen beschränkt, stets frei von resorbiertem Fett gefunden wurden, war von vornherein zu erwarten. Bemerkenswerter ist schon, daß auch die Sphegiden das gleiche Verhalten zeigten, doch verbietet die beschränkte Anzahl der untersuchten Exemplare, ihnen die Fähigkeit der Fettresorption abzusprechen. Desgleichen mag es vielleicht zufällig sein, daß sich die sofort nach dem Fang untersuchten Hummeln nicht in Fettresorption befanden; daß es bei den gefütterten eben-

[1]) Erwähnenswert erscheint mir noch, daß ich im Darmkanal von Allantus von 7 Fällen zweimal Insektenreste fand, weshalb man bei dieser Räuberei wohl nicht bloß von einer gelegentlichen Perversität, wie sie etwa auch bei der Honigbiene beobachtet wurde, sprechen darf.

falls zu einer Fettresorption nicht kam, wird wenigstens begreiflich, wenn man bedenkt, daß es sich wie bei den Bienen um Formen handelt, die streng an eine bestimmte Nahrung angepaßt sind. Im hohen Grade auffällig erscheint mir das Verhalten der omnivoren Wespen. Es bleibt die Annahme übrig, das von den Sekreten gespaltene Fett würde erst außerhalb des Epithels wieder aufgebaut, da man aber das Milchfett augenscheinlich unvermindert im Rektum vorfindet, wird man kaum fehl gehen, wenn man den Wespen zumindest eine nur sehr geringe Fähigkeit, Fett zu resorbieren, zuspricht.

Hervorzuheben ist ferner, daß nur die jungen Brutbienen und die überwinterten Bienen imstande sind, den Pollen vollkommen auszunützen.

Nur bei Camponotus kam es zur Verdauung des verfütterten Fettes. Wir sahen, daß das Mitteldarmepithel der Formiciden gewisse larvale Charaktere erkennen läßt, und ich glaube, daß gerade hierdurch die stärkere Resorptionskraft erzielt wird. Bekanntlich ist bei den Larven der Bienen, Wespen und Ameisen der Mitteldarm hinter den Malpighi'schen Gefäßen geschlossen. Es wird dies dadurch möglich, daß diese Larven schon vorbereitetes, von unverdaulichen Beimengungen einigermaßen befreites Futter verabreicht bekommen. Selbstverständlich ist infolge der verhinderten Defäkation eine „Luxuskonsumption", wie sie etwa bei den Raupen der Lepidopteren stattfindet, vollkommen ausgeschlossen und ein starkes Resorptionsvermögen unbedingt anzunehmen. Dies bleibt aber den langlebigen, zu beträchtlicher Nahrungsaufnahme gezwungenen Imagines der Ameisen infolge der ähnlichen Struktur des Epithels erhalten.

Von besonderem Interesse ist die beobachtete Resorption im Rektum der Tenthrediniden und der Honigbiene. Es ist dies ein ähnliches Verhalten, wie es Simroth und Mingazzini der sackförmigen Erweiterung des Enddarmes bei den Larven der Lamellikornier zuerkennen. Man muß sich wundern, daß von der Honigbiene der Vorgang nicht schon längst beschrieben ist, es erklärt sich aber vielleicht daraus, daß wohl meist die bequemer zu beschaffenden Trachtbienen zur Untersuchung gekommen sein mögen.

## Literatur.


1. ADLERZ, O., Om digestionssekretionen jemte nägra dermed sammenhängende fenomen hos insekter och myriapoder. Bih. Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 12, 1890.
2. BERLESE, A., Li Insetti. Mailand 1909.
3. BIEDERMANN, W., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. Pflüger's Arch. f. Phys., Bd. 72, 1898.
4. —, Die Ernährung der Insekten. Winterstein's Handbuch d. vergl. Phys., Jena 1910.
5. BIZZOZZERO, J., Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44, 1893.
6. BORDAS, L., Anatomie du tube digestif des Hyménoptères. C. R. Acad. Science, Paris, T. 118, 1894.
7. —, Glandes des Hyménoptères. Annal. de Science nat. Paris, T. 19, 1895.
8. —, Sur le revêtement épithélial cilié de l'intestin moyen et des coecums intestinaux chez les insectes. Bull. Soc. Ent. France, 1900.
9. —, Le Jabot et le gésier de quelques Vespidae. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie, Bd. 1, 1905.
10. BUGNION, E., Recherches histologiques sur le tube digestif du Xylocopa violacea. C. R. 85, 1902.
11. CHUN, C., Über den Bau, die Entwicklung und physiol. Bedeutung der Rektaldrüsen bei den Insekten. Frankfurt a. M. 1873.
12. CUÉNOT, L., Etudes physiologiques sur les orthoptères. Arch. de Biol., Bd. 14, 1895.
13. DEEGENER, P., Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. Arch. f. Naturgesch., Bd. 75, I, 1909.
14. DUFOUR, L., Recherches anatomiques et physiol. sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. Mem. Sav. étrang. Akad. de Sc., T. 7, 1841.
15. FAUSSEK, V., Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 45, 1887.
16. FRENZEL, J., Einiges über den Mitteldarm der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1885.
17. —, Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve von Tenebrio molitor. Zool. Anzeiger, Vol. 5, 1882.
18. FÜRTH, O. v., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.
19. VAN GEHUCHTEN, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la Ptychoptera contaminata. La Cellule, T. 6, 1891.
20. —, Le mécanism de la Sécretion. Anat. Anzeiger, Bd. 6, 1891.
21. HOLTZ, H., Von der Sekretion und Absorption der Darmzellen bei Nematus. Anat. Hefte, Merkel-Bonnet, Bd. 39, 1909.
22. JORDAN, H., Vergleichende Physiologie der wirbellosen Tiere, Bd. I. Jena 1913.
23. KÜSTENMACHER, M., Zur Chemie der Honigbildung. Biochem. Zeitschr., Bd. 30, 1910.
24. LEUCKART, R., Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreiches. Vgl. Anat. u. Physiol., Stuttgart 1852.

25. Mingazzini, P., Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, 1889—91.
26. Möbusz, A., Über den Darmkanal der Anthrenuslarve nebst Bemerkungen über Epithelgeneration. Arch. f. Naturgesch., 1894.
27. Packard, A. textbook of Entomologie. New York 1898.
28. Petersen, H.. Die Verdauung der Honigbiene. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 145, 1912.
29. Petrunkewitsch, A., Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 19, 1900.
30. Plateau, F., Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. Mem. Ac. R. Belg., Vol. 41, 1875.
31. —, Note additionelle au memoire sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. Ibid. Vol. 43, 1877.
32. Ramdohr, K., Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Halle 1811.
33. Rengel, C., Über die Veränderung des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1897.
34. —, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Ibid. Bd. 63, 1898.
35. Rungius, H., Der Darmkanal von Dytiscus marginalis. Ibid. Bd. 98, 1911.
36. Schiemenz, P., Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen. Ibid. Bd. 38, 1883.
37. Schlüter, K., Beiträge zur Physiologie und Morphologie des Verdauungsapparates der Insekten. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 13, 1911.
38. Schneider, A., Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beitr., (Schneider's), Bd. 2, 1887.
39. Semichon, L., Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. Bull. Scient. France et Belg., T. XL, 1906.
40. Simroth, H., Über den Darmkanal von Osmoderma eremita. Giebel's Zeitschr. f. d. ges. Naturw., Bd. 51, 1878.
41. —, Einige Bemerkungen über die Verdauung der Kerfe. Ibid. Bd. 51, 1878.
42. Sinety, R. de, Pretendue absorption de graisse par le jabot chez les Blattes. Bull. Soc. Ent. France, 1901.
43. Steudel, A., Absorption und Sekretion im Darm von Insekten. Zool. Jahrb , Bd. 33, 1913.
44. Tanet, C., Anatomie du gaster de la Myrmica rufa. Paris 1902.
45. Vignon, Critique de la théorie vésiculaire de la sécrétion. Arch. Zool. exp., Vol. 7, 1899.
46. Voinow, N., Epithélium digestif des nymphes d'Aeschna. Bull. Soc. Sc. Bucarest, Vol. 7, 1898.
47. Weinland, E., Über Bildung von Fett aus eiweißartiger Substanz im Brei der Calliphoralarven. Zeitschr. f. Biol., Bd. 51, 1908.

## Erklärung der Abbildungen zu Tafel I und den Textfiguren.

| | |
|---|---|
| *b* = Basalmembran | *lm* = Längsmuskelfasern |
| *ba* = Bakterien | *Mp* = Malpighi'sche Gefäße |
| *cr* = Krypten | *r* = Randzellen |
| *F* = Fetttropfen | *rm* = Ringmuskelfasern |
| *i* = Intima | *rd* = Rektaldrüsen |
| *K* = Kerne | *pm* = peritrophische Membran |

*py* = Pylorusklappe

Fig. 1. Apis mellifica. Längsschnitt. Das Mitteldarmepithel in Fettresorption.

Fig. 2. Idem. Längsschnitt durch den hinteren Teil des Mitteldarmes. Pylorusklappe. Epithel in Fettresorption.

Fig. 3. Pompilus viaticus. Idem.

Fig. 4. Camponotus ligniperdus. Längsschnitt. Mitteldarmepithe im Beginn der Resorption.

Fig. 5. Idem. Tangentialschnitt in Höhe der Randzellenkerne.

Fig. 6. Camponotus ligniperdus. Ausgewachsene Larve. Peritrophische Membran. Doppelter Stäbchensaum. Die Randzellen stehen vor dem Abgestoßenwerden. Die Kerne sind deformiert.

Fig. 7. Camponotus ligniperdus. Imago. Mitteldarmzellen in Fettresorption.

Fig. 8. Apis mellifica. Querschnitt durch das Rektum in Höhe der Rektaldrüsen. Epithel in Fettresorption.

Fig. 9. Apis mellifica. Enddarmzellen in Resorption.

Fig. 10. Allantus spec. Idem.

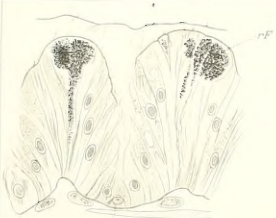



Fig. 1.

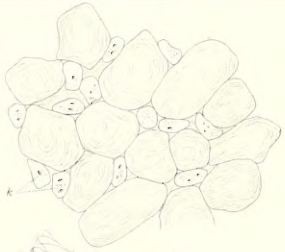



Fig. 5.

Fig. 7.

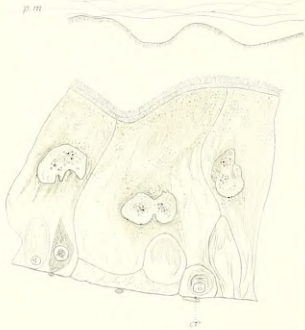



Fig. 6.

Fig. 3.

Fig. 2.

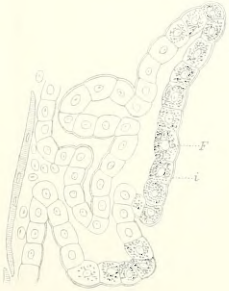



Fig. 10.

Fig. 4.

Fig. 9.

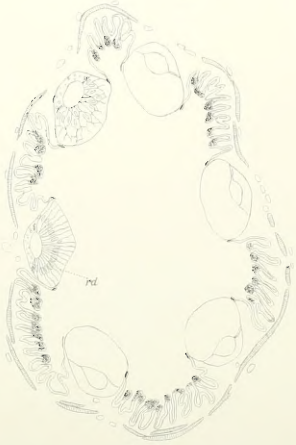



Fig. 8.

Loele gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. F. Wesser, Jena.

# Lebenslauf.

Der Verfasser vorliegender Arbeit, KURT LOELE, ev. Konfession, wurde am 28. September 1888 zu Döschnitz bei Schwarzburg als Sohn des Pfarrers HERMANN LOELE und seiner Gemahlin LUISE, geb. BERGMANN, geboren. Er besuchte 9 Jahre lang das Gymnasium zu Rudolstadt und studierte dann zuerst 3 Semester in Leipzig, dann 2 in Jena, hierauf wieder in Leipzig Naturwissenschaften.

Meine akademischen Lehrer in Leipzig waren die Herren BRAHN, CHUN, CREDNER, DITTRICH, FISCHER, HANTZSCH, HELD, JUNGMANN, MIEHE, PFEFFER, RINNE, ZUR STRASSEN, STECHE, VOLKELT, WAGNER, WIENER, WOLTERECK, WUNDT und ZIRKEL.

3 0112 072832964

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.